Revue suisse de Zoologie 107 (2): 233-243; juin 2000

Etat trophique du lac de Morat indiqué par le zoobenthos: tendance 1980-1998

Claude LANG
Conservation de la faune, Marquisat 1, CH-1025 St-Sulpice, Suisse.
E-mail: claude.lang@sffn.vd.ch

Trophic state of Lake Morat indicated by the zoobenthos: the 1980-1998 trend. - Total phosphorus concentrations have strongly decreased between 1982 and 1998 in the water of Lake Morat (Switzerland). In response to this improvement, the numbers of tubificids (*Tubifex tubifex* and *Potamothrix hammoniensis* mostly) decreased in the deepest area (40-45 m), but the other species (*Limnodrilus profundicola* and *L. hoffmeisteri*) present therein, remained scarce. In contrast at a depth of 20 m, chironomid larvae (*Chironomus* and *Procladius*) and the tubificid *Potamothrix moldaviensis* became more abundant in 1998. These changes indicated a slow improvement of benthic conditions but, in 1998, the zoobenthos was always characteristic for a eutrophic lake.

Key-words: chironomid – eutrophication – indicator – lake – oligochaete - zoobenthos.

INTRODUCTION

Les concentrations en phosphore total dans l'eau du lac de Morat ont fortement diminué en réponse aux mesures d'assainissement prises dans le bassin versant, passant de 147 mg / m^3 en 1982 à 30 mg en 1998 (OPE, 1999). La baisse du phosphore devrait entraîner celle de la production des algues planctoniques, donc une diminution de la sédimentation organique, et par conséquence une meilleure oxygénation des couches d'eau profondes (Sas, 1989). La production des algues n'a pas été mesurée mais les concentrations en oxygène ont augmenté dans les eaux du fond pendant la stagnation estivale (OPE, 1999). Cette amélioration de l'oxygénation devrait faire sentir ses effets au niveau de la faune des sédiments profonds (faune benthique ou zoobenthos). Celle-ci se compose principalement (si on se limite à la macrofaune) d'oligochètes et de larves de chironomides (Diptera) dont les communautés d'espèces varient en fonction de l'état du lac et peuvent ainsi servir d'indicateurs (Johnson *et al.*, 1993).

Des conditions oligotrophes (peu de phosphore et beaucoup d'oxygène) prévalaient au début du siècle dans la plupart des grands lacs suisses (Sas, 1989). Les nombres d'individus appartenant à des espèces d'oligochètes et de chironomides

Manuscrit accepté le 26.01.2000

indicatrices de ce type de conditions ont diminué en réponse à l'augmentation du phosphore entre 1960 et 1980, tant dans le Léman que dans le lac de Neuchâtel (Lang, 1998, 1999). Lorsque ce nutriment a diminué, les nombres d'individus de ces espèces ont augmenté à nouveau dans ces deux lacs, montrant ainsi que l'état des sédiments profonds s'améliorait. Les espèces oligotrophes ne sont plus présentes dans la zone profonde du lac de Morat où les espèces caractéristiques des lacs eutrophes constituent l'essentiel du zoobenthos entre 1980 et 1991 (Lang & Reymond, 1993).

En effet, ce lac est eutrophe depuis longtemps. En 1825 déjà (Jaag, 1948), l'eau du lac de Morat était devenue rouge à cause de la prolifération d'une cyanobactérie (*Oscillatoria rubescens*, appelée maintenant *Planktothrix rubescens* DC). Certains riverains, croyant que c'était le sang des soldats tués lors de la bataille de Morat en 1476 qui remontait à la surface, ont appelé ce phénomène Sang des Bourguignons. L'apparition de cet organisme révèle que l'état d'un lac commence à se dégrader (Sas, 1989). En 1936, la rareté de l'oxygène dans les couches d'eau profondes pendant la stagnation estivale indique que les algues prolifèrent en surface; le Sang des Bourguignons est toujours abondant, mais pas de façon continue (Rivier, 1936). La concentration en phosphore total qui est de 35 mg / m^3 en 1955, augmente jusqu'en 1982 avant de commencer à redescendre (Liechti, 1989). En 1972, le lac est qualifié d'eutrophe au vu de la composition chimique de ses sédiments (Davaud, 1976).

La présente étude cherche à évaluer et à interpréter la réponse du zoobenthos à la baisse des concentrations en phosphore entre 1982 et 1998 en termes d'amélioration de l'état biologique des sédiments profonds. En effet, le lac de Morat ne sera restauré que lorsque ses sédiments le seront puisqu'ils reçoivent, sous une forme ou une autre, tout ce qui est produit dans la colonne d'eau (Hakanson & Jansson, 1983). Si l'état des sédiments s'améliore, la densité des oligochètes devrait diminuer tandis que celle des larves de chironomides devrait augmenter (Wiederholm, 1980). De plus, la composition des espèces devrait se modifier au sein de ces deux groupes: les espèces très résistantes au manque d'oxygène devraient être remplacées peu à peu par celles qui prévalaient avant la phase d'eutrophisation intense (Lang, 1998).

STATIONS ET MÉTHODES

Le lac de Morat qui couvre une surface de 23 km^2, est relativement peu profond (profondeurs moyenne et maximale: 23 m et 45 m respectivement) ce qui explique sa sensibilité vis-à-vis de l'augmentation des concentrations en phosphore (Liechti, 1989). Son principal affluent, la Broye, contribue pour 87 % à ses apports en phosphore (OPE, 1999); c'est donc surtout l'état du bassin versant de cet affluent qui détermine celui du lac. Les mesures d'assainissement prises ont entraîné la baisse dans l'eau du lac des concentrations en phosphore total de 62 mg / m^3 en 1987 à 31 mg en 1996 (OPE, 1999). De ce fait, les concentrations moyennes en oxygène à 40 m de profondeur entre les mois de juillet et de novembre ont passé de 1.8 mg / l en 1987 à 3.6 mg / l en 1996; les valeurs extrêmes étant respectivement 1.5 à 2.9 mg et 2.1 à 4.9 mg. Les années antérieures à 1987 et postérieures à 1996 ne sont pas incluses dans la comparaison parce que la fréquence des mesures d'oxygène n'y est suffisante ni pour calculer une concentration moyenne pendant l'été ni pour estimer la durée de la

période où l'oxygène est rare. Pour cette raison, il n'est pas possible de comparer directement l'évolution des concentrations en oxygène entre 1980 et 1998 à celle du zoobenthos.

Entre 1980 et 1998, le zoobenthos du lac de Morat a été étudié dans 11 stations de prélèvements localisées entre 10 m et 45 m de profondeur (Fig. 1). A cela s'ajoutent, en 1994, 42 stations réparties régulièrement sur l'ensemble du lac et, en

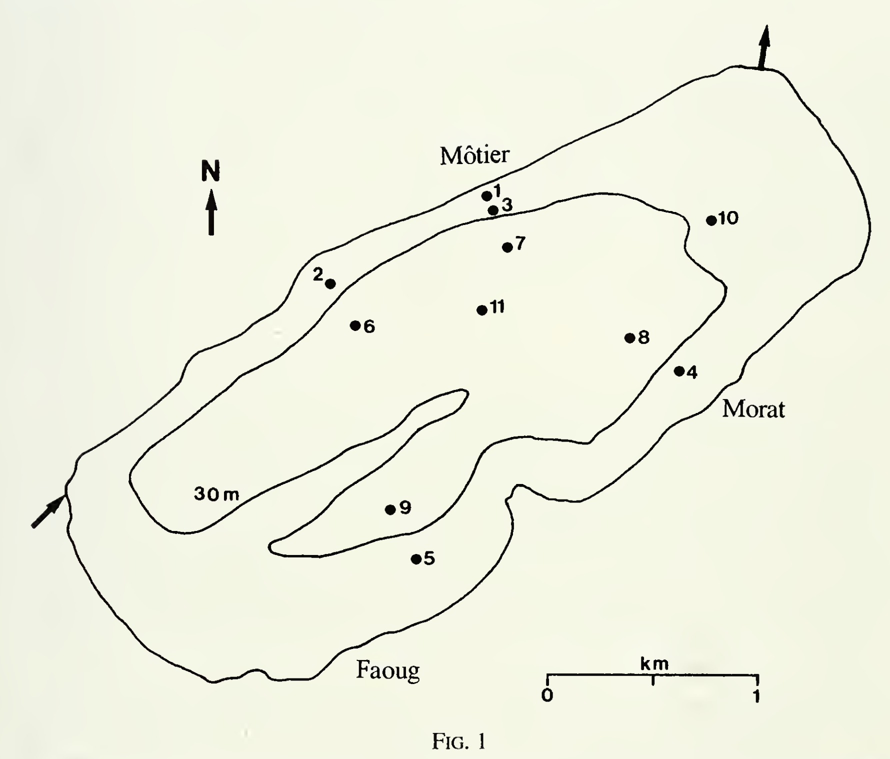


Fig. 1

Localisation des onze stations de prélèvements visitées entre 1980 et 1998 dans le lac de Morat. Les flèches indiquent les points d'entrée et de sortie de la Broye, le principal affluent.

1998, 15 stations distantes de 200 m les unes des autres, placées sur un transect qui va de la station 7 à la station 8. Dans chaque station, des carottes de sédiment de 16 cm^2 chacune ont été prélevées en nombre variable selon les années et les profondeurs (Tab. 1). Les prélèvements sont effectués au moyen d'un carottier, descendu depuis la surface à l'extrémité d'un cable, dans la plupart des stations, sauf dans les stations 1 et 3, visitées en plongée par l'auteur en 1987 et en 1998. Seule la station 1 est située dans la zone littorale (10 m), toutes les autres le sont dans la zone profonde (20 m à 45 m).

En laboratoire, le sédiment contenu dans chaque carotte est tamisé (ouverture de maille: 0.2 mm). Le refus du tamis est fixé au formol 5 %. La faune benthique est ensuite séparée du sédiment, sous une loupe lumineuse à l'aide de pinces fines. Les

TABLEAU 1

Fréquence et abondance (A) relatives (%) des espèces de tubificidés du lac de Morat en fonction de la profondeur, de la station et de l'année. Fréquences calculées seulement à partir des individus sexuellement matures. Fréquences 1980 pas comparables: + présence. Espèce 1 caractéristique des lacs mésotrophes; espèces 2 à 7 caractéristiques des lacs eutrophes (Milbrink 1973).

	Profondeur (m)													
Espèces	10	10	20	20	20	20	20	35	40	40	40	40	45	45
1. *Potamothrix moldaviensis* (Vejdovsky, Mrazek)	50	83					17							
2. *Ilyodrilus templetoni* (Southern)	33		20		6									
3. *Limnodrilus claparedeanus* Ratzel		17				6						7		
4. *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède		33			6	6					6			
5. *Limnodrilus profundicola* (Verrill)	17	17	10	+	25	19		31	+	12				
6. *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen)		83		+	25	6	100	48	+	87		13	60	5
7. *Tubifex tubifex* (Müller)		33	20	+	6	12	17	57	+	81	44	53	70	76
Espèce 1 (A)	12	19					2							
Espèces 3 à 5 (A)	22	29	25	25	30	27	29	11	7	2	1	2		
Espèces 2, 6, 7 (A)	66	52	75	75	70	73	69	89	93	98	99	98	100	100
Année	87	98	85	80	84	91	98	94	80	84	91	98	85	86
Jour et mois	28.4	31.3	8.7	30.7	25.6	25.6	31.3	21.6	30.7	25.6	25.6	23.6	8.7	28.7
Nbre carottes (16 cm2)	6	12	10	16	16	16	12	42	16	16	16	30	20	21
Nbre vers identifiés	40	48	24	121	125	59	56	402	169	306	143	134	170	174
Stations (fig. 1)	1	1	10	2-5	2-5	2-5	3	Fig. 3	6-9	6-9	6-9	7 à 8	11	11

oligochètes, les larves de chironomides et de *Chaoborus* sont comptés et pesés (biomasse), après passage sur du papier buvard pour enlever l'eau en excès. Tous les tubificidés (ou un sous-échantillon s'ils sont trop nombreux), dont le diamètre à l'état fixé dépasse 0.29 mm (Lang, 1998), sont montés entre lame et lamelle dans un milieu éclaircissant (Reymond, 1994) afin d'être identifié sous le microscope. Seuls les individus sexuellement matures des taxons présents dans le lac de Morat peuvent être identifiés jusqu'au niveau de l'espèce. Cependant, les immatures peuvent tout de même être classés dans des groupes d'espèces dont la valeur indicatrice est analogue (Lang, 1998). Nous distinguons ainsi les espèces caractéristiques des lacs oligotrophes, mésotrophes ou eutrophes. La fréquence relative d'une espèce s'exprime comme le pourcentage de carottes dans lesquelles cette espèce est présente. L'abondance relative d'une espèce se définit comme le nombre d'individus de cette espèce rapporté, sous forme de pourcentage, au nombre total d'individus identifiés dans une carotte ou un ensemble de carottes.

De 1984 à 1998, les résultats sont analysés carotte par carotte, contrairement à 1980, où les 4 carottes prises dans chacune des 8 stations visitées cette année-là sont cumulées. De plus, la biomasse n'a pas été mesurée en 1980. Pour ces raisons, les

résultats de 1980 ne peuvent pas être inclus dans toutes les comparaisons effectuées entre les années. Les seules campagnes de prélèvements vraiment comparables entre elles à tous les points de vue sont celles effectuées en 1984, 1991 et en 1998 à 20 m et 40 m de profondeur.

La biomasse du zoobenthos (g/m^2) peut être calculée à partir des concentrations en phosphore total (mg/m^3) en utilisant une relation empirique établie dans d'autres lacs (Hanson & Peters, 1984):

$$\mathrm{Log}_{10}\ \mathrm{biomasse} = 0.708\ \log_{10}\ \mathrm{phosphore} + 0.092$$

La concentration moyenne du phosphore, calculée sur les cinq années précédant le prélèvement du zoobenthos, est utilisée dans cette expression pour tenir compte du fait que le zoobenthos réagit souvent avec un temps de latence à la baisse du phosphore (Lang, 1998). Si la biomasse observée est proche de la biomasse calculée, cela signifie qu'il n'y a pas de décalage entre l'état trophique du sédiment et celui de l'eau. Ce type de relation empirique permet de replacer l'évolution trophique d'un lac particulier dans un contexte plus général et de mettre ainsi en évidence d'éventuelles anomalies (Lang, 1998).

RÉSULTATS

Dans le lac de Morat, la diversité du zoobenthos diminue avec la profondeur (Tab. 1) ce qui reflète la baisse des concentrations en oxygène (OPE, 1999). A 40 m et 45 m de fond, le zoobenthos se compose presque exclusivement de deux espèces de tubificidés, très résistantes au manque d'oxygène, dont la dominance numérique caractérise les lacs eutrophes: *Potamothrix hammoniensis* et *Tubifex tubifex* (Milbrink, 1973). Le pourcentage de ces deux espèces dans les communautés d'oligochètes ne change guère à 40 m entre 1980 et 1998. A 20 m de profondeur, le pourcentage des espèces du genre *Limnodrilus* augmente par rapport à 40 m, mais reste assez constant entre 1980 et 1998. Notons en 1998 la présence à 20 m de *Potamothrix moldaviensis*, une espèce plutôt caractéristique des lacs mésotrophes (Milbrink, 1973), qui est relativement abondante à 10 m, tant en 1987 qu'en 1998. Les cinq premières espèces du tableau 1 sont présentes dans le Léman jusqu'à 150 m de profondeur au moins (Lang, 1998), ce qui montre que ce n'est pas ce facteur qui limite leur distribution verticale dans le lac de Morat, mais plutôt le manque d'oxygène.

A 40 m de profondeur, la biomasse du zoobenthos ne change pas entre 1984 et 1998 (Tab. 2), mais le nombre de tubificidés diminue significativement (test de Kruskal Wallis: $P = 0.084$ et $P = 0.007$ respectivement). A 20 m de fond, la biomasse du zoobenthos augmente entre 1984 et 1998. Cette augmentation est surtout le fait des larves de chironomides qui constituent en 1998 le 54 % de la biomasse. Seuls les genres *Chironomus* et *Procladius*, résistants au manque d'oxygène (Brinkhurst, 1974), sont présents et leur abondance est la même (1500 individus/m^2). Une tendance semblable s'observe en1998 à 10 m de profondeur: les chironomides forment le 43 % de la biomasse, *Chironomus* et *Procladius* sont dominants. Mis à part 1998 (à 10 m et 20 m), les chironomides ne représentent qu'une petite partie de la biomasse totale dans la zone profonde du lac de Morat qui se caractérise par la prédominance des tubificidés. Notons enfin la présence de quelques larves de *Chaoborus* à 40 m de profondeur.

TABLEAU 2

Biomasse moyenne (g / m^2) du zoobenthos et nombre moyen d'oligochètes par m^2 en fonction de la profondeur et de l'année dans cinq lacs: Morat, Léman, Neuchâtel, Joux, Bret. Sources: cette étude, Lang 1998 et 1999, résultats non publiés.

Lac	Profondeur (m)	Année	n[1)]	Biomasse [2)] Moy.	Biomasse ESM	Biomasse Max.	Nombre Moy.	Nombre ESM	Nombre Max.
Morat	10	1987	6	13.5	3.1	24	30104	3016	39375
		1998	12	24.1	3.2	38	12604	1873	27500
	20	1980	16	- [3)]	-	-	23750	-	-
		1984	16	9.3	2.6	45	18085	2374	41250
		1991	16	7.8	1.5	19	11289	1341	25000
		1998	12	49.7	5.4	82	30677	3439	56875
	35	1994	42	43.2	8.5	356	49405	6074	245625
	40	1980	16	-	-	-	29375	-	-
		1984	16	22.8	2.9	56	26875	3159	62500
		1991	16	19.9	3.9	66	21679	3408	55000
		1998	30	21.1	4.8	108	21541	5079	125625
	45	1985	20	33.1	6.5	119	21312	3212	53750
		1986	21	19.3	3.2	62	20833	2587	52500
Léman	40	1991	192	24.0	1.6	219	24687	2111	274375
		1996	170	17.3	0.6	47	12092	585	48125
	60	1994	159	13.5	0.6	38	20243	929	58750
		1999	159	11.6	0.7	57	12448	785	71875
Neuchâtel	40	1992	171	10.2	0.5	35	9181	570	61250
		1997	175	9.4	0.5	32	8546	569	45625
Joux	25	1998	450	52.1	1.5	186	39164	1001	230000
Bret	20	1998	35	21.8	2.3	52	929	202	4375
Léman	270	1998	25	4.0	0.8	19	5500	686	12500

1) nbre de carottes de 16 cm^2
2) Moy. moyenne, ESM erreur standard de la moyenne, Max. valeur maximale.
3) Résultats manquent.

La campagne de prélèvements effectuée en 1994 montre (Fig. 2 et 3) la répartition et la composition du zoobenthos dans l'ensemble la zone profonde du lac de Morat. Les valeurs de la biomasse du zoobenthos qui sont plus élevées dans la zone du lac influencée directement par les apports organiques de la Broye, le principal affluent (70 % des apports en eau, Liechti, 1989), diminuent en général au fur et à mesure que l'on s'en éloigne, tout comme les taux de sédimentation organique (Davaud, 1976). *Tubifex tubifex* et *Potamothrix hammoniensis* constituent l'essentiel

tant des tubificidés (89 % des individus en moyenne) que du zoobenthos. Les autres espèces de tubificidés du genre *Limnodrilus* se rencontrent surtout à la périphérie de la zone étudiée où la profondeur diminue. Les larves de chironomides ne sont présentes que dans 6 des 42 stations visitées et, en nombre d'individus (un individu seulement dans chacune des 6 stations), elles ne représentent que le 0.2 % du nombre des tubificidés. Cependant, comme les prélèvements ont été effectués le 14 et le 21 juin, donc à la fin de la période d'émergence des chironomides, l'abondance des larves est probablement sous-estimée. Des prélèvements effectués en avril seraient plus représentatifs à cet égard.

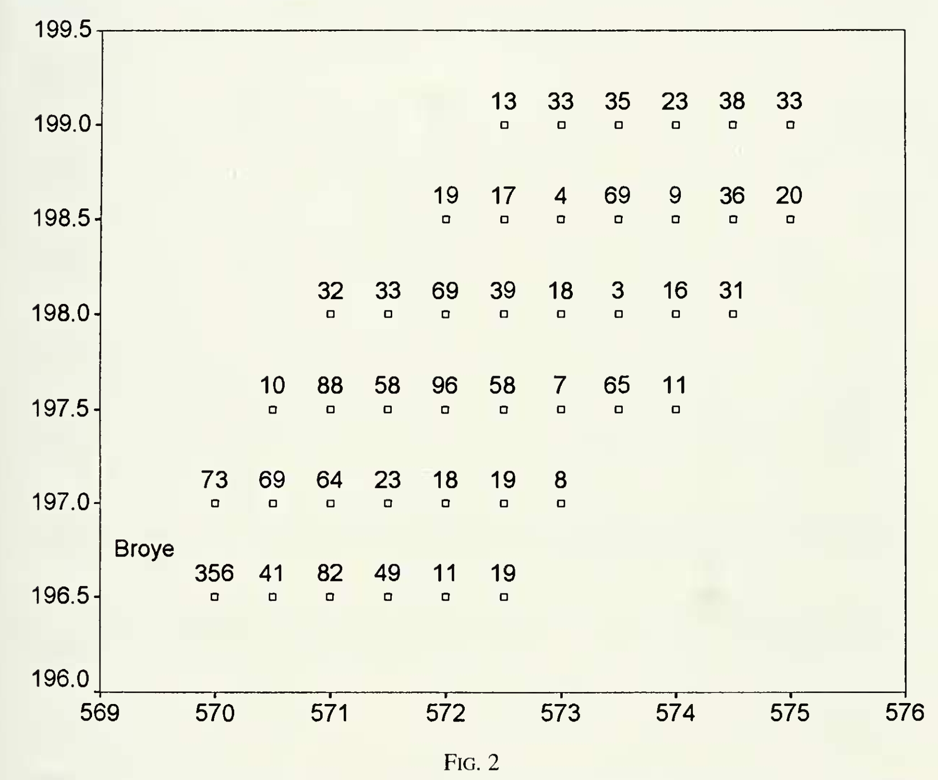


FIG. 2

Répartition géographique de la biomasse du zoobenthos (g /m^2) dans le lac de Morat en 1994. Les coordonnées géographiques de la carte nationale de la Suisse sont indiquées en x et en y.

La biomasse moyenne du zoobenthos est de 43.2 g / m^2 dans les 42 stations visitées en 1994 (Fig. 2); la biomasse médiane qui ne prend pas en compte les stations très influencées par les apports de la Broye, est de 32.2 g / m^2. Ces deux valeurs observées sont bien supérieures à 16.5 g / m^2, la biomasse calculée à partir de la moyenne (39 mg / m^3) des concentrations en phosphore dans l'eau entre 1989 et 1993 (voir Stations et méthodes). Par contre, la biomasse médiane observée en 1994 est très proche de 35.2 g / m^2, la biomasse calculée à partir de la moyenne des concentrations en phosphore mesurées entre 1982 et 1986 (113.4 mg / m^3). Cette différence montre que la biomasse du zoobenthos réagit lentement à la baisse du phosphore si bien que

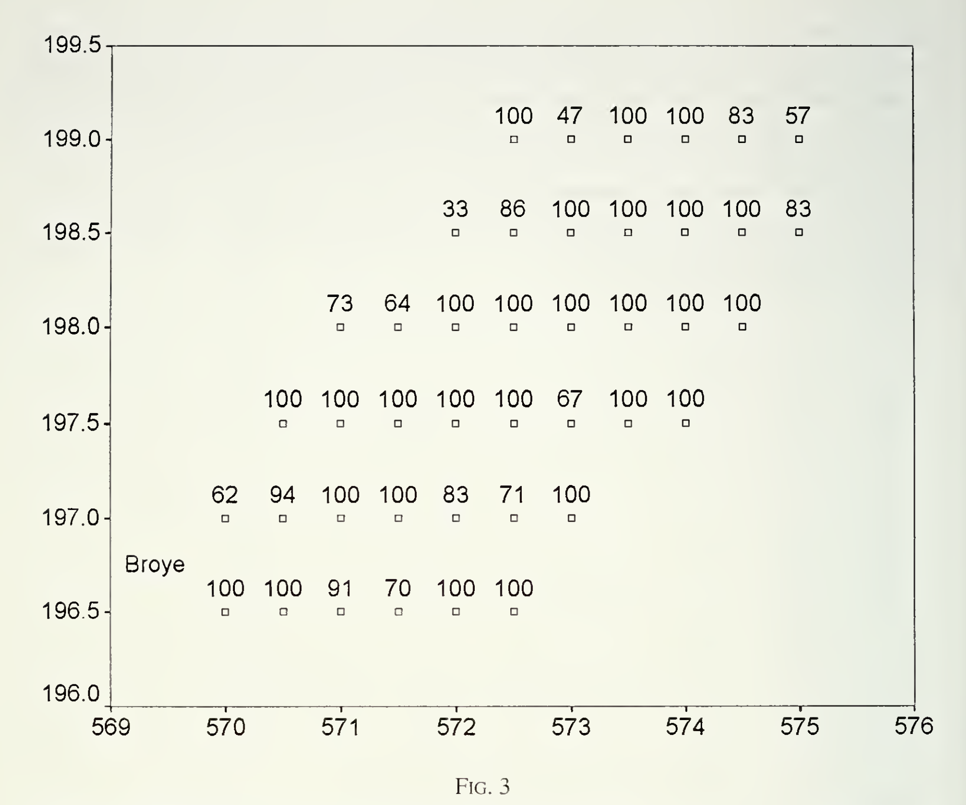


FIG. 3

Répartition géographique du pourcentage de *Tubifex tubifex* et de *Potamothrix hammoniensis* dans les communautés de tubificidés du lac de Morat en 1994.

les sédiments restent capables en 1994 de nourrir des populations benthiques qui correspondent encore au niveau de productivité observé dix ans plus tôt dans l'eau du lac.

DISCUSSION

Le lac de Morat est un des premiers lacs suisses dont l'état s'est dégradé sous l'influence des activités humaines (Jaag, 1948). La prolifération du Sang des Bourguignons en 1825 indique le début de cette dégradation. Une intensification des activités agricoles dans le bassin versant de la Broye, le principal affluent du lac, pourrait en avoir été la cause, comme c'est le cas depuis le moyen âge déjà pour de nombreux lacs d'Europe (Anderson. 1995). Signalons par exemple la culture du tabac qui s'est développée entre 1719 et 1819 dans la plaine de la Broye (Chuard & Dessemontet, 1972). De même, la production de blé a augmenté de 38 % entre 1707-1709 et 1787-1789 dans les balliages de Payerne et d'Avenches qui englobaient la partie inférieure du bassin versant (Chevallaz. 1949). Cet auteur fait également remarquer que l'agriculture vaudoise s'est fortement développée à partir de 1803 grâce à la suppression des usages et des structures contraignants de l'Ancien Régime.

Cette évolution rapide des pratiques agricoles s'effectue dans un contexte météorologique particulier. Les années 1816 et 1817 se caractérisent en effet par des pluies et des inondations exceptionnelles (Pfister, 1985). Celles-ci résultent du bouleversement climatique engendré par la présence, dans la haute atmosphère, des poussières provenant de l'éruption en 1815 du volcan indonésien Tambora (Whyte, 1995). Ces pluies, tombant sur les sols du bassin versant du lac de Morat, cultivés de façon plus intensive, en ont probablement lessivé les nutriments, créant ainsi les conditions qui ont provoqué en 1825 la prolifération du Sang des Bourguignons. Cette longue histoire de dégradation (plus de 150 ans) laisse supposer que la restauration biologique du lac de Morat prendra plus de temps que celle du Léman ou du lac de Neuchâtel où la phase de détérioration n'a duré qu'une trentaine d'années (Lang, 1998, 1999).

Malgré la baisse spectaculaire des concentrations en phosphore dans l'eau du lac de Morat, la composition du phytoplancton et son abondance, ainsi que celles du périphyton épilithique, restent caractéristiques d'un lac eutrophe en 1988 et en 1989 (Reymond & Straub, 1993). De même, le zoobenthos ne se modifie pas de façon fondamentale entre 1980 et 1998, tout au moins dans la zone profonde, seule étudiée en détails. Les deux espèces de tubificidés qui restent les plus abondantes entre 1980 et 1998, *Tubifex tubifex* et *Potamothrix hammoniensis*, étaient déjà les seules présentes en 1935 dans la zone la plus profonde du lac (Rivier, 1936). A cette époque, elles colonisaient en petit nombre le fond du lac en compagnie des larves de *Chaoborus* qui étaient relativement abondantes. Ce genre de faune se rencontre dans des lacs très eutrophes, où le manque d'oxygène persiste pendant des mois. Dans ce type de situation, l'abondance des tubificidés qui vivent constamment en contact avec le fond du lac, diminue davantage que celle des *Chaoborus* qui peuvent migrer chaque nuit vers la surface et les couches oxygénées (Brinkhurst, 1974). C'est la situation observée en 1998 dans le lac de Bret à 20 m de profondeur où *Chaoborus* constitue le 98 % de la biomasse (Tab. 2). Lorsque le lac est profond, les *Chaoborus* sont absents; dans le Léman par exemple, seuls les tubificidés sont présents entre 270 m et 300 m de fond et leur biomasse est faible à cause du manque d'oxgène qui caractérise cette zone (Lang, 1998). En 1972 comme en 1936, les sédiments profonds du lac de Morat semblaient presque dépourvus de faune, mis à part les *Chaoborus* et quelques tubificidés (Davaud, 1976). Entre 1980 et 1998, les tubificidés sont devenus abondants et les *Chaoborus* rares, ce qui tendrait à montrer que l'état biologique des sédiments s'est amélioré par rapport à la situation précédente. Toutefois, comme celle-ci n'est pas décrite de façon quantitative dans les travaux de Rivier et de Davaud, l'interprétation de la tendance peut être mise en doute.

Lorsque l'état d'un lac s'améliore après un épisode d'eutrophisation, la densité des larves de chironomides augmente tandis que celle des oligochètes diminue (Wiederholm, 1980). Cette tendance s'observe en 1998 dans le lac de Morat: à 10 m et à 20 m de profondeur en ce qui concerne les chironomides, à 40 m en ce qui concerne les tubificidés. Remarquons toutefois que l'abondance moyenne des oligochètes en 1998 à 40 m est plus du double de celles observées à la même profondeur dans le lac de Neuchâtel en 1992 et 1997 (Tab. 2); les valeurs du Léman à 40 m et à 60 m de profondeur se situent entre ces deux extrêmes. Cette séquence des abondances – Morat, Léman, Neuchâtel – reflète la décroissance des concentrations en

phosphore entre ces trois lacs. Cependant, il existe des exceptions à cette règle. Dans le lac de Joux par exemple, malgré la baisse du phosphore, la biomasse du zoobenthos et l'abondance des tubificidés restent élevées à cause de la présence presque continue du Sang des Bourguignons qui sédimente en masse sur le fond du lac entre 1980 et 1998. Une fois installé dans un lac, cet organisme peut en effet s'y maintenir malgré les mesures d'assainissement prises (Sas, 1989). Son retour en force dans le lac de Morat n'est d'ailleurs pas exclu.

L'amélioration constatée dans le lac de Morat est plus marquée à faible qu'à grande profondeur. De ce fait, des prélèvements de zoobenthos concentrés sur les bords de la zone profonde (entre 15 m et 30 m) auraient probablement mieux mis en évidence la restauration de l'état des sédiments que le programme suivi. Une autre stratégie possible consiste à augmenter l'intervalle de temps entre les campagnes de prélèvements de manière à ce que le zoobenthos puisse répondre de façon plus claire à la baisse du phosphore. Par exemple, la campagne de 1994 qui couvre l'ensemble de la zone profonde (Fig. 2 et 3), pourrait être refaite en 2004, si possible en avril avant l'émergence des chironomides. Si ces dix ans d'amélioration chimique ont eu un effet positif au niveau du sédiment, les larves de chironomides devraient devenir plus nombreuses et recoloniser l'ensemble de la zone profonde, la baisse de l'abondance des tubificidés devrait se poursuivre et la dominance de *Tubifex tubifex* et *Potamothrix hammoniensis* devrait diminuer au profit d'autres espèces moins résistantes au manque d'oxygène. La colonisation par *Potamothrix moldaviensis*, espèce indicatrice de conditions mésotrophes, des sédiments situés à 45 m de profondeur montrerait que le lac de Morat est vraiment en voie de restauration.

Si la baisse du phosphore se poursuit, le retour des espèces indicatrices de conditions oligotrophes, comme dans le Léman et le lac de Neuchâtel (Lang, 1998, 1999), n'est pas exclu à long terme. L'exemple du lac Esrom montre que celles-ci peuvent en effet rester présentes à très faible profondeur (entre 0.5 m et 1.5 m) dans le littoral d'un lac eutrophe, comme c'est le cas du lumbriculidé *Stylodrilus heringianus* (Dall *et al.*, 1990). Signalons à ce propos qu'en 1905 *Spirosperma ferox* et *Psammoryctides barbatus*, deux espèces de tubificidés indicatrices de conditions oligo-mésotrophes (Milbrink, 1973), étaient présentes à 4 m de profondeur dans le lac de Morat (Piguet, 1906). Si elles ont subsisté à très faible profondeur comme c'est probable, elles pourraient graduellement recoloniser le lac au fur et à mesure des progrès de la restauration.

REMERCIEMENTS

L'aide d'Olivier Reymond en laboratoire et celle de Raymond Ducret sur le terrain m'ont permis de mener à bien ce travail. Les remarques du comité de lecture ont contribué à améliorer cet article.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON, N. J. 1995. Naturally eutrophic lakes: reality, myth or myopia? *Trends in Ecology and Evolution* 10: 137-138.

BRINKHURST, R. O. 1974. The benthos of lakes. *The Macmillan Press*, London, 190 pp.

CHEVALLAZ, G. A. 1949. Aspects de l'agriculture vaudoise à la fin de l'Ancien Régime. F. Rouge, Lausanne, 272 pp.

CHUARD, J. P. & DESSEMONTET, O. 1972. Le 250e anniversaire de la culture du tabac en pays romand: 1719-1969. *Imprimeries Réunies, Lausanne*, 73 pp.

DALL, P. C., LINDEGAARD, C. & JONASSON, P. M. 1990. In-lake variations in the compositions of zoobenthos in the littoral of Lake Esrom, Denmark. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 24: 613-620.

DAVAUD, E. 1976. Contribution à l'étude géochimique et sédimentologique de dépôts lacustres récents (lac de Morat, Suisse). *Thèse, Genève*, 129 pp.

HAKANSON, L. & JANSSON, M. 1983. Principles of lake sedimentology. *Springer-Verlag, Berlin*, 316 pp.

HANSON, J. M. & PETERS, R. H. 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 439-445.

JAAG, O. 1948. Die neuere Entwicklungen und der heutige Zustand der Schweizer Seen. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 10: 192-209.

JOHNSON, R. K., WIEDERHOLM, T. & ROSENBERG, D. M. 1993. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. *In*: Rosenberg, D. M. & Resh, V. H. (eds). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. *Chapman & Hall. New York*, 488 pp.

LANG, C. 1998. Using oligochaetes to monitor the decrease of eutrophication: the 1982 - 1996 trend in Lake Geneva. *Archiv für Hydrobiologie* 141: 447-458.

LANG, C. 1999. Contrasting responses of oligochaetes (Annelida) and Chironomids (Diptera) to the abatement of eutrophication in Lake Neuchâtel. *Aquatic Sciences* 61: 206-214.

LANG, C. & REYMOND, O. 1993. Eutrophisation du lac de Morat indiquée par les communautés d'oligochètes: tendance 1980 - 1991. *Revue Suisse de Zoologie* 100 (1): 11-18.

LIECHTI, P. 1989. L'état du lac de Morat. *Bulletin de l'OFEFP, Berne*. 2/89: 32-36.

MILBRINK, G. 1973. On the use of indicator communities of tubificidae and some lumbriculidae in the assessment of water pollution in Swedish lakes. *Zoon* 1: 125-139.

OPE 1999. Office de Protection de l'Environnement du canton de Fribourg. *Rapport interne. Fribourg.*

PIGUET, E. 1906. Oligochètes de la Suisse française. *Revue Suisse de Zoologie* 14: 398-403.

PFISTER, Chr. 1985. Klimageschichte der Schweiz. *Verlag Paul Haupt Bern und Stuttgart*. 184 pp.

REYMOND, O. 1994. Préparations microscopiques permanentes d'oligochètes: une méthode simple. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 83: 1-3.

REYMOND, O. & STRAUB, F. 1993. Phytoplancton du lac de Morat en 1988-1989: comparaison avec les données antérieures. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 116: 55-64.

RIVIER, O. 1936. Recherches hydrobiologiques sur le lac de Morat. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 61: 125-180.

SAS, H. 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading. *Academia Verlag Richarz GmbH. St. Augustin*. 497 pp.

WHYTE, I. D. 1995. Climatic change and human society. *Arnold London* 217 pp.

WIEDERHOLM, T. 1980. Use of benthos in lake monitoring. *Journal of Water Pollution and Control Federation* 52: 537-547.